Nachdruck verboten.
Übersetzungsrecht vorbehalten.

Die Gymnonoten.

Eine phylogenetisch-ethologische Studie.

Von

Dr. Günther Schlesinger.

Mit Tafel 20—22 und 4 Abbildungen im Text.

Einleitung.

Die Studien über die afrikanische Fischfamilie der Mormyriden,[1]) die ich im Vorjahre veröffentlichte, haben mich veranlaßt, die durch ihre auffallende Konvergenz in der Schnauzenbildung interessante Gruppe der Gymnonoti einer eingehendern Bearbeitung zu unterziehen. Ursprünglich hatte ich die Absicht, nur in einer kurzen Notiz auf die durch die gleichen Lebensbedingungen hervorgerufene, teils parallele, teils konvergente Adaptation einzelner Organe hinzuweisen und die Funktion derselben ethologisch zu deuten. Bei der Durcharbeitung des Materials, insbesondere aber bei vergleichender Betrachtung einzelner Skelete ergaben sich Details, welche für die Phylogenie und Ethologie der Gymnonoten von solcher Bedeutung sind, daß ich sie genauer darlegen zu müssen glaube. Ich hoffe, daß es mir gelingen wird, soweit es bei meiner auf Literatur- und Musealarbeit beschränkten Forschung möglich ist, dem Endziel der Durchlichtung einer Tiergruppe wenigstens nahe zu kommen.

---

1) G. Schlesinger, Zur Ethologie der Mormyriden, in: Ann. naturh. Hofmus. Wien, Vol. 20, Heft 3 u. 4, 1909.

Der Zoologe, mag er nun rezentes oder paläotypes Material bearbeiten, darf sich keineswegs mit der Beschreibung von Arten und Gattungen, ihrer Abgrenzung u. dgl., kurz dem, was man als Systematik sensu stricto bezeichnet, begnügen; vielmehr soll ihm all dies nur die Grundlage geben für die weit wichtigern Gedanken und Betrachtungen über Fragen, welche uns die Stammesgeschichte und Lebensweise der Gruppe aufhellen und uns damit wertvolle Winke für die Entwicklungsgeschichte und das Leben der Tierwelt überhaupt geben.

Ich will es versuchen, im Folgenden die wichtigsten Punkte, welche bei der Erforschung einer Tiergruppe in Betracht kommen, zusammenzustellen:

1. Systematik: Charakteristik der Arten und Gattungen und Abgrenzung derselben gegeneinander.

2. Chorologie [1]): Biostratigraphie (Vorkommen in den einzelnen Horizonten früherer Erdperioden) und Biogeographie (rezente Verbreitung).

3. Phylogenie: Erörterung stammesgeschichtlicher Beziehungen der einzelnen Glieder der Gruppe zueinander, wie auch der Gruppe selbst zu den nächstverwandten.

4. Ethologie [2]): Darlegung der Lebensweise auf Grund direkter Beobachtung und vergleichend morphologisch-ethologischer Studien nach den Gesichtspunkten:

Aufenthaltsort, Locomotionsart und Nahrungsweise.

E. G. RACOVITZA [1]) ist bezüglich der Termini Chorologie, Biogeographie und Bionomie einer Ansicht, die geeignet ist eher Verwirrung als Klärung in diese Begriffe zu bringen. Der Autor faßt als Biogeographie das zusammen, was L. DOLLO [2]) Chorologie nennt („distribution actuelle et passée“) und gliedert demgemäß:

Biogeographie = Chorologie + Biostratigraphie.

---

1) Der Terminus Chorologie wurde von E. HAECKEL im Jahre 1866 aufgestellt (s. E. G. RACOVITZA, Biospeologica, Sphaéromiens (Prémière série) et Revision des Monolistrini (Isopodes sphéromiens), in: Arch. Zool. expér., Vol. 44, p. 628, Paris 1910. — L. DOLLO gliederte (Les Poissons Voiliers, in: Zool. Jahrb., Vol. 27, Syst., p. 422, 1909): Chorologie = Biostratigraphie + Biogeographie.

2) L. DOLLO l. c.

Ich halte eine derartige Deutung des Terminus „Biogeographie“ für äußerst verwirrend, da die Geographie immer nur die horizontale Verbreitung in sich schließt, nie die vertikale, also auch nicht die Biostratigraphie; ja selbst, wenn wir von Paläogeographie sprechen, bleiben wir immer im Bilde der Horizontalen (z. B. Paläogeographie der Kreide, des Miocäns u. dgl.). Dagegen fällt in den Begriff der Chorologie, den E. Haeckel als „Kenntnis der geographischen und topographischen Verbreitung“ definiert (E. G. Racovitza, l. c.), viel eher die Stratigraphie; denn Topographie ist die möglichst genaue Beschreibung eines Ortes, in unserm Falle des Fundortes eines Tieres oder einer Tiergruppe, und dazu gehört zweifellos auch die vertikale Verbreitung. Mithin ist L. Dollo's Gliederung nicht nur die klarere, sondern auch die berechtigtere.

»Ethologie est un mot admis dans le dictionnaíre de l'Académie française depuis 1762. Il est defini: „Science des moeurs“« (E. G. Racovitza, l. c.). Also: Kenntnis der Lebensgewohnheiten; da nun der Aufenthaltsort mit in die Lebensgewohnheiten eines Tieres oder einer Pflanze fällt, die Kenntnis desselben aber dem vollauf entspricht, was E. G. Racovitza als Öcologie bezeichnet, begreife ich letztere in den Terminus Ethologie und fasse diesen, mit den Hauptunterabteilungen Aufenthaltsort, Locomotionsart, Nahrungsweise, im Anschluß an L. Dollo (l. c.) als „étude des organismes dans leur milieu naturel et dans leur relátions avec ce milieu.“

Dadurch fällt E. G. Racovitza's Bionomie mit dem zusammen, was ich L. Dollo folgend Ethologie nenne.

Bionomie aber schließt das gesamte Verhältnis eines Lebewesens oder einer Gruppe von solchen der Außenwelt gegenüber in sich, also auch Biogeographie und Biostratigraphie.

Dies die Gründe, weshalb ich entgegen E. G. Racovitza's Meinung:

Bionomie = Öcologie + Ethologie
Biogeographie = Chorologie + Biostratigraphie

an L. Dollo's ursprünglicher Gliederung festhalte:

Bionomie = Ethologie + Chorologie
Chorologie = Biogeographie + Biostratigraphie.

Bis vor nicht zu langer Zeit noch hatte jene Richtung die Oberhand, welche sich damit begnügte, Arten und Gattungen aufzustellen, zu

beschreiben, einzuordnen und ihren Fundort anzugeben; alles andere blieb von den meisten Autoren unberücksichtigt. Fast nie finden wir Bemerkungen, ob die betreffende Art, Gattung oder Familie in ältern Erdperioden vertreten war, in welchen sie das erstemal auftritt, in welche die Blütezeit ihrer Entfaltung fällt: durchwegs Dinge, die für die Aufhellung der genetischen Zusammenhänge von größter Wichtigkeit sind. Höchst selten begegnen wir phylogenetischen und ethologischen Erörterungen.

Es ist recht begreiflich, daß der Umschwung nicht von zoologischer, sondern von paläontologischer Seite kam, da die Paläontologie durch einen derartigen Betrieb über den ziemlich bedeutungslosen Rang einer Hilfswissenschaft der Geologie nicht hinauskommen konnte. Insbesondere L. DOLLO gebührt das Verdienst, durch Begründung derjenigen Forschungsrichtung in der Phylogenie und Ethologie, die rezente und paläotype Formen vergleichend berücksichtigt, der Paläontologie neue Bahnen eröffnet zu haben, so daß sie heute unter seiner und O. ABEL's Führung, welcher sich zahlreiche Forscher angeschlossen haben, nicht nur als Wissenschaft für sich zu immer größerer Bedeutung gelangt, sondern auch die Zoologie der so notwendigen Klärung ihrer Ziele immer näher bringt. Denn ist uns einerseits eine einwandfreie phylogenetische Forschung ohne Paläozoologie überhaupt nicht möglich, so sind wir andrerseits ohne vergleichende Ethologie nur in den seltensten Fällen imstande, die Lebensgewohnheiten der Tiere bloß auf Grund direkter Beobachtungen zu erkunden.

O. ABEL[1]) sagt von seinem Standpunkte als Paläozoologe:

„Die Ermittlung der Lebensweise eines fossilen Tieres ist unerläßliche Vorbedingung für eine in jeder Hinsicht befriedigende Rekonstruktion eines Skelets und es ergibt sich daraus, daß der Paläozoologe es als eine seiner wichtigsten Aufgaben betrachten muß, die Lebensweise der lebenden Tiere und deren Anpassungen auf das sorgfältigste zu studieren, um durch einen Analogieschluß zu einem Urteile über die Lebensweise der fossilen Tiere gelangen zu können."

Ein Ähnliches gilt für den Zoologen; auch er muß das Studium der Lebensweise und ihrer Rückwirkungen auf die einzelnen Organe zu einer seiner Hauptaufgaben machen, um zu Gesichts-

1) O. ABEL, Die Rekonstruktion des Diplodocus, in: Abh. zool.-bot. Ges. Wien, Vol. 5, Heft 3, 1910.

punkten zu gelangen, von denen aus er durch Rückschlüsse die Lebensweise ergründen und damit oft den Schlüssel zur Stammesgeschichte erlangen kann. Denn die direkte Beobachtung ist, wenn sie erschöpfend sein soll, in den meisten Fällen unmöglich.

So nähern sich, seit der Lostrennung der „Petrefaktenkunde“ von der Geologie, Zoologie und Paläozoologie immer mehr und müssen es, wollen wir zur Erkenntnis der Entwicklungsgeschichte des Tierreiches gelangen, nähern sich, nicht nur in diesem gemeinsamen Ziel, sondern auch in der Art und Weise, wie sie ihrem Ziele zustreben.

Wieder ergreife ich vor dem Eintritt in mein eigentliches Thema gerne die Gelegenheit meinen verehrten Lehrer Prof. Dr. O. Abel meiner treuen Dankbarkeit zu versichern für die gediegene Grundlage, die er mir gegeben, deren Wert ich bei jeder Arbeit mehr erkennen lerne. Desgleichen spreche ich den herzlichsten Dank aus Herrn Hofrat Dr. Fr. Steindachner für die zuvorkommende Überlassung von Literatur und Material und insbesondere Herrn Kustos F. Siebenrock für die mehr als freundschaftliche Unterstützung durch Rat und Tat.

I. Systematik und Chorologie.

Die Gymnonoti bilden eine Teleosteerfamilie, welche der Unterordnung der Ostariophysi angehört. Sie scheiden sich in die beiden Gruppen der *Electrophoridae* und *Gymnotidae*, von welchen erstere durch das einzige Genus *Electrophorus* Gill mit der Species *E. electricus* Linné, dem Zitteraal, vertreten ist, während alle andern Formen den Gymnotiden zugehören. Der Umstand, daß die Gymnonoten gerade in letzter Zeit eine so durchgreifende Änderung in der Nomenklatur erfahren haben, veranlaßt mich, eine kurze Charakteristik und Synonymie der Gattungen vorauszuschicken, wobei ich mich an die im Jahre 1905 erschienene Synopsis von C. H. Eigenmann u. D. P. Ward [1]) halte. In der Charakteristik der Gattungen folge ich außerdem Fr. Steindachner [2]), A. Günther [3]) und Kaup. [4])

1) C. H. Eigenmann and D. P. Ward, The Gymnotidae, in: Proc. Washington Acad. Sc., Vol. 7, p. 157—186, tab. 7—11, 1905.

2) Fr. Steindachner, Die Gymnotiden des k. k. Hofnaturalienkabinettes in Wien, in: SB. Akad. Wiss. Wien, Vol. 58, 1868.

3) A. Günther, Catal. Fish. Brit. Mus., Vol. 8, London 1866.

4) Kaup, Catal. apod. Fish. Brit. Mus., London 1856.

Gymnonoti.

I. *Electrophoridae.*

1. *Electrophorus* Gill: Kopf depreß, Schnauze kurz, breit; Mundspalte groß, Zähne konisch, in einer Reihe, einige andere Zähne hinter diesen in der Mitte jedes Kiefers; Körper langgestreckt, aalförmig, schuppenlos; Pectoralen klein, Ventralen, Dorsalis und Caudalis fehlen, Analis bei dem hinter der Kehle liegenden After beginnend, bis zum stumpfen Schwanzende ausgedehnt.

Der einzige Vertreter der Gattung ist der Zitteraal (*E. electricus* Linné = *Gymnotus electricus* Linné).[1])

II. *Gymnotidae.*

1. *Sternarchus* Bloch et Schneider; Kopf kompreß, Schnauze mäßig vorgezogen, Mundspalte mittelgroß, Zähne klein, in Reihen; Körper[2]) stark seitlich komprimiert, beschuppt, in eine kleine Caudalis endigend. Pectoralen vorhanden, Ventralen fehlen, Dorsalis durch ein rudimentäres, langes, bandartiges Gebilde vertreten, Analis unmittelbar unter der Kehle, wo auch der After liegt, beginnend, den ganzen Körper einnehmend.

Arten: *St. brasiliensis* Reinhardt, *St. albifrons* Linné, *St. bonaparti* Castelnau, *St. macrolepis* Stdr.

2. *Sternarchella* Eigm. et Ward: weicht von *Sternarchus* nur durch das Kopfprofil und die kurze Schnauze ab. Prämaxille und Mandibel tragen je eine doppelte Reihe kleiner Zähne.

Auf diese Gründe gestützt, trennten C. H. Eigenmann u.

---

1) Der Gattungsname *Gymnotus* Linné wurde durch Th. Gill nach den Prioritätsgesetzen für dieses Genus aufgehoben und dafür der jetzige Name vorgeschlagen. Es wäre zu wünschen, daß so eingebürgerte Namen wie *Gymnotus* den vielseitigen Anregungen gemäß endlich den Prioritätsgesetzen entzogen werden, da ihre Änderung nur Verwirrung mit sich bringt.

2) D. S. Jordan u. B. W. Evermann (The fishes of the North and Middle America, in: Bull. U. S. nation. Mus., No. 47, Vol. 1, p. 339, Washington 1896) geben folgende Charakteristik: „Body more or less elongate and eel-like". Ich betone ausdrücklich, daß die Körperform der *Gymnotidae* nicht das mindeste mit dem Aaltypus, der eine ganz eigenartige Anpassung darstellt, gemein hat. Anguilliform ist nur *Electrophorus*. Ich werde bei Behandlung der Ethologie Anlaß nehmen, auf den Typus, den die *Gymnotidae* vertreten, näher einzugehen.

D. P. WARD[1]) dieses Genus von *Sternarchus* ab und bezogen in dasselbe die beiden Arten *St. schotti* STDR.[2]) und *St. balaenops* COPE ein.

3. *Sternarchogiton* EIGM. et WARD[3]): Von *Sternarchus* unterschieden durch die Form des Kopfprofils, welches vom Nacken zum Maul in einer starken Kurve nach abwärts steigt, ferner durch die kurze Schnauze, kleine Mundspalte und das Fehlen von Zähnen im Zwischenkiefer. Die Zähne des Unterkiefers sind winzig, in einer Reihe und horizontal gestellt. Auch dieses Genus ist von *Sternarchus* mit den Arten *St. nattereri* STDR. und *St. sachsi* PETERS abgetrennt.

4. *Sternarchorhamphus* EIGM.: Kopf kompreß, Schnauze lang, in eine gestreckte, dünne Röhre, die meist etwas nach aufwärts gebogen ist, vorgezogen; Mundspalte sehr klein, Zähne winzig und nur im Unterkiefer vorhanden, nach hinten umgebogen. Körper wie bei *Sternarchus*, nur länger und spitzer endend; After unter der Kiemenöffnung gelegen.

Alle diese Charaktere begründen zur Genüge die Sonderung der zugehörigen Arten (*St. muelleri* STDR., *St. macrostomus* GTHR. und *St. tamandua* BLGR.) als eigne Gattung von *Sternarchus*.

5. *Sternarchorhynchus* CASTELNAU[4]): Kopf kompreß, Schnauze lang, in eine dünne, stark abwärts gebogene Knochenröhre ausgezogen, Mundspalte sehr klein; Zähne winzig, am Zwischen- und Unterkiefer; Körper wie bei *Sternarchus*. *Sternarchorhynchus* CASTELNAU ist synonym mit *Rhamphosternarchus* GTHR. Die zugehörigen Species sind: *St. mormyrus* STDR., *St. oxyrhynchus* MÜLLER et TROSCHEL, *St. curvirostris* BLGR.

6. *Rhamphichthys* MÜLLER et TROSCHEL: Kopf kompreß, Schnauze in eine lange Knochenröhre vorgezogen, welche der von *Sternarchorhamphus* vollkommen gleicht, an Länge aber sie oft übertrifft, Mundspalte sehr klein, Zähne fehlen gänzlich; Körper lateral stark komprimiert, langgestreckt; Caudalis und Dorsalfilament fehlen, von Flossen ist außer den Pectoralen nur die Analis vorhanden.

---

1) C. H. EIGENMANN and D. P. WARD, l. c., p. 163.

2) Abgebildet bei FR. STEINDACHNER, in: SB. Akad. Wiss. Wien, Vol. 58, p. 251, tab. 1, fig. 1 u. 2, 1868.

3) C. H. EIGENMANN and D. P. WARD, l. c., p. 164: „It is sufficently distinguished by the absence of teeth in the upper jaw.“

4) C. H. EIGENMANN and D. P. WARD, l. c., p. 166: „It includes the species with a caudal and long tubular snout and minute teeth.“

Sie beginnt hinter dem unter oder vor dem Auge gelegenen After und reicht bis vor das Ende des spitzen peitschenförmigen Schwanzes.

Arten[1]): *Rh. rostratus* LINNÉ, *Rh. marmoratus* CASTELNAU, *Rh. rheinhardti* KAUP.

7. *Hypopomus* GILL, synonym *Brachyrhamphichthys* GTHR.): Kopf kompreß, Schnauze kurz, vorn abgestumpft, Mundspalte klein, Zähne fehlen; Körper und sonstige Verhältnisse wie bei *Rhamphichthys.* [2])

Arten: *H. artedi* KAUP, *H. brevirostris* STDR.

8. *Steatogenys* BLGR., synonym *Rhamphichthys* (*Brachyrhamphichthys*) *elegans* STDR..

Die Form trägt im wesentlichen den Charakter einer *Sternarchella.* Das Kopfprofil ist ausgeprägt dem eines *Petrocephalus* [3]) ähnlich, die Schnauze kurz und zahnlos, die Mundspalte klein. Körper kompreß, nach hinten ziemlich rasch an Höhe abnehmend, Schwanzende peitschenförmig; Pectoralis vorhanden, Analis wie bei *Hypopomus.*

Einzige Art: *St. elegans* STDR.

9. *Eigenmannia* JORD. et EVERM., synonym *Cryptops* EIGM. und *Sternopygus* MÜLLER et TROSCHEL: Kopf kompreß, stumpf, Schnauze kurz, Mundspalte mäßig bis klein, Zähne hechelförmig in zahlreichen Reihen in beiden Kiefern und am Palatinum. Körper wie bei der vorhergehenden Form.

Arten: *E. macrops* BLGR., *E. humboldti* STDR., *E. virescens* VALENC., *E. axillaris* GTHR., *E. troschelii* KAUP.

10. *Gymnotus* LINNÉ, synonym *Sternopygus* MÜLLER et TROSCHEL: Kopf karpfenähnlich, Nacken dick, etwas depreß, Mundspalte von mäßiger Weite, Prämaxille, Mandibel und Palatinum mit mehreren Reihen von Hechelzähnen besetzt; Körper weniger kompreß als bei den andern Gymnotiden, in ein Caudalfilament endend;

---

1) C. H. EIGENMANN and D. P. WARD, l. c., p. 168, bemerken in einer Fußnote: „It seems quite probable that the ‚species‘ are simply different forms of a single variable species.“

2) FR. STEINDACHNER, in: SB. Akad. Wiss. Wien, Vol. 58, p. 254, tab. 2, fig. 2, 1868, bildet ein Individuum mit besonders schöner Schwanzpeitsche ab; zweifellos ist diese Form des Körperendes für *Hypopomus* und auch *Rhamphichthys* die natürliche, während kurze Schwanzendigungen Folgen von Verstümmlungen sind. Etliche *Rhamphichthys*-Individuen im Wiener Hofmuseum beweisen dies vollkommen untrüglich. Auf diese Verstümmlungen hat schon KAUP (Catal. apod. Fishes, p. 128, London 1856) aufmerksam gemacht.

3) G. SCHLESINGER, Zur Ethologie etc., p. 290 fig. 5.

die Analis beginnt in der Gegend der Pectoralen. Andere Flossen fehlen.

Arten: *G. carapus* LINNÉ, *G. aequilabiatus* HUMBOLDT, *G. obtusirostris* STDR.

11. *Giton* KAUP, synonym *Carapus* PALLAS: Kopf dem eines *Electrophorus* gleich, desgleichen Schnauze und Bezahnung; Körper wenig kompreß, spitz auslaufend; das Ende wird von der Analis gebildet, welche hinter dem 1. Körperdrittel beginnt. Alle andern Flossen, die Pectoralen ausgenommen, fehlen.

Einzige Art: *G. fasciatus* PALLAS.

Das Verbreitungsgebiet der Gymnonoten ist einzig und allein Südamerika; sämtliche Arten gehören dem süßen Wasser an, und zwar bewohnen sie in gleicher Weise die Seen wie auch die Flüsse und Ausstände. Eines nähern Eingehens auf die Biogeographie dieser Fische glaube ich enthoben zu sein, da die schon öfter erwähnte Synopsis [1]) dieses Thema sehr sorgfältig behandelt.

Biostratigraphisch kommen die Gymnonoti nicht in Betracht. Wir kennen bis heute keinen Vertreter dieser Familie aus frühern Erdperioden.

II. Phylogenie.

Die Gymnonoten gehören, wie erwähnt, der Gruppe der Ostariophsi an, einer Unterordnung der Knochenfische, die sich nach G. A. BOULENGER [2]) gleichwertig mit den Malacopterygii oder Isospondyli aus den Ganoidei Holostei entwickelt hat, so daß wir folgendes Schema [2]) geben können:

I. Malacopterygii   II. Ostariophysi

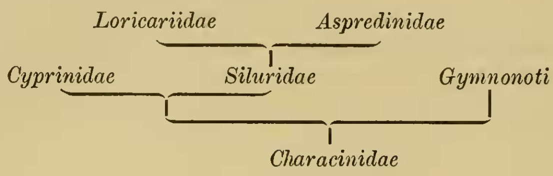
Ganoidei Holostei

Während sich aber die 1. Gruppe rege entfaltet hat und die Stammgruppe aller übrigen Teleosteer darstellt, blieb die 2. mit den zugehörigen Familien der *Characinidae*, *Gymnonoti*, *Cyprinidae*,

1) C. H. EIGENMANN and D. P. WARD, l. c.

2) G. A. BOULENGER, A synopsis of the suborders and families of Teleostean Fishes, in: Ann. Mag. nat. Hist. (7), Vol. 13—19, p. 166.

Siluridae, Loricariidae und *Aspredinidae* von jeder weitern Entwicklung ausgeschlossen; wir haben es demnach mit einem blindendigenden Ast des Stammbaumes zu tun. G. A. Boulenger[1]) gliedert diesen Ast folgendermaßen:



Wir ersehen daraus, daß die Gymnonoten

1. Deszendenten der Characiniden sind,
2. innerhalb der Gruppe der Ostariophysi wieder ein blindendender Zweig geblieben sind.

Nahe der Wurzel muß bereits die Scheidung in die beiden Subfamilien der Electrophoriden und Gymnotiden eingetreten sein; denn trotz der hohen Spezialisation in der Richtung des anguilliformen Typus zeigt der Zitteraal doch etliche Merkmale, die zweifellos als primitiv feststehen.

I. *Electrophoridae.*

Betrachten wir das Skelet eines *Electrophorus*, so finden wir:

1. Der Kopf ist deprimiert,
2. die Schnauze kurz, die Mundspalte sehr weit, beide Kiefer tragen je 50—60 spitze, wohlentwickelte Zähne.
3. Am Kiemenkorb stehen die Epipharyngealia der rechten und linken Seite weit voneinander ab, so daß der Winkel, den Epi- und Hypobranchialia einschließen, ein stumpfer oder höchstens rechter ist.
4. Der Eingeweideraum nimmt $^1/_5$ der gesamten Körperlänge ein, eine für einen Gymnonoten bedeutende Ausdehnung, wenn wir die durch die Aalgestalt bedingte enorme Körperstreckung des *Electrophorus* im Vergleich zu den Gymnotiden berücksichtigen.
5. Die Analis beginnt um Kopflänge hinter den Brustflossen und reicht bis an das Ende des Schwanzes, ohne daß wir eine Spur einer Schwanzpeitsche wahrnehmen könnten.
6. Die Kiemenspalten sind verhältnismäßig weit und zeigen noch nicht die typische Ausbildung des Hautsegels.

---

1) s. Anm. 2 auf vor. Seite.

Allen diesen Merkmalen begegnen wir in gleicher Weise bei *Giton*, einem Vertreter der Gymnotiden, nur daß bei dieser Form der Eingeweideraum bloß die Hälfte der Körperlänge einnimmt, eine Tatsache, die infolge des kurzen Körpers, der *Giton* kennzeichnet, keinen Widerspruch in sich birgt.

Da aber eben diese Merkmale in der Gruppe der Gymnotiden eine fortgesetzte Steigerung ihrer Spezialisationshöhe bei allen Arten erfahren, müssen wir sie bei *Giton* als primitiv betrachten und haben keinen Grund sie bei *Electrophorus* anders zu deuten. Der Umstand, daß bei beiden Arten Spezialisationen auftreten, die sie in gewisser Richtung höher stellen als die andern, beweist nichts dagegen, sondern zeigt uns vielmehr, daß wir auch in dieser Familie, wie in so vielen andern, zahlreiche Fälle von Spezialisationskreuzungen[1]) (chevauchements des spécialisations) vor uns haben.

Electrophorus zeigt in folgenden Punkten eine bedeutende Spezialisationshöhe:

1. Aalartige Streckung des Körpers.
2. Reduktion der Neurapophysen und Hämapophysen zu kurzen Fortsätzen als Folge der Adaptation an den anguilliformen Typus.
3. Fehlen aller Flossenelemente mit Ausnahme der Pectoralen und der Analis.
4. Vollkommene Schuppenlosigkeit der Haut.

Die Summe dieser Merkmale ergibt eine weit höhere und ganz andere Spezialisation, als wir sie bei den höchstdifferenzierten Gymnotiden wie *Rhamphichthys* finden.

Es ist demnach klar, daß die Electrophoriden ziemlich nahe der Wurzel von den gemeinsamen Stammformen abgezweigt sind und sich dann zum anguilliformen Typus weiterentwickelt haben, während die Gymnotiden in Anpassung an eine, wie wir sehen werden, grundverschiedene Lebensweise eine ganz andere Richtung einschlagen.

II. *Gymnotidae.*

Unterziehen wir *Giton* und *Sternarchus* einer genauern Betrachtung, so finden wir trotz gewisser Spezialisationen beider Arten

---

1) L. DOLLO, Le lois de l'évolution, in: Bull. Soc. Belg. Géol., Vol. 7, Bruxelles 1893

Merkmale, die es uns ermöglichen, den Stammtypus der Gymnotiden zu rekonstruieren.

Giton ist primitiv (s. Taf. 20):

1. In der Bildung des Kopfes, der Mundspalte und der Bezahnung.

2. In der Form der Kiemenspalten, die eines Segels entbehren und bis unter die Kehle geöffnet sind.

3. In der Gestalt des Kiemenkorbes; die Epipharyngealia der rechten und linken Seite sind nicht vereint, stehen vielmehr ziemlich weit voneinander ab, das Glossohyale ist kurz.

4. In dem über die halbe Körperlänge ausgedehnten Eingeweideraum.

5. In der verhältnismäßig geringen Kompression des Körpers.

6. In der Ausbildung der um Kopflänge hinter der Pectoralwurzel beginnenden Analis.

Giton ist spezialisiert:

1. In der Verbindung der Analis mit der Achse des Körpers.

2. In dem Fehlen einer Caudalis und der spitzen Schwanzendigung.

3. In dem Fehlen einer Dorsalis oder eines homologen Anhangorganes.

Sternarchus ist primitiv:

1. Durch das Vorhandensein einer Caudalis.

2. Durch das als Rudiment einer einst vorhandenen Dorsalis erwiesene Rückenfilament.

Sternarchus ist spezialisiert:

1. In der Bildung von Kopf, Mundspalte und Zähnen.

2. In der geringen Größe der Kiemenspalten und dem Vorhandensein eines Kiemensegels.

3. In der starken Kompression des Körpers.

4. In der bedeutenden Länge der bis unter die Pectoralwurzeln ausgedehnten Analis.

Da ich leider nicht in der Lage war, ein Skelet von *Sternarchus* studieren zu können, gebe ich im Folgenden noch eine Übersicht der Spezialisationen von *Gymnotus* (s. Taf. 21); zufolge der nur wenig höhern Entwicklung der Schnauze und der gleichen Entfaltung der Analis können wir für *Sternarchus* ähnliche Verhältnisse hinsichtlich der Verbindung dieser Flosse mit der Achse und der Gestalt des Kiemenkorbes annehmen:

1. Schnauze und Bezahnung etwas höher spezialisiert als *Sternarchus*, Zähne reibflächenartig, im Zwischen- und Unterkiefer, oft auch am Palatinum.

2. Kiemenspalten wie bei *Sternarchus*.

3. Kiemenkorb eng; die Epipharyngealia der rechten und linken Seite sind durch ein Knorpelband vereinigt.

4. Eingeweideraum bloß $^1/_5$ der Körperlänge.

5. Körperkompression geringer als bei *Sternarchus*.

6. Das Gleiche gilt von der Ausdehnung der Afterflosse; ihre Verbindung mit der Wirbelsäule durch Flossenstrahlen und Fasciengewebe ist bedeutend stärker als bei *Giton*.

7. Der Körper endigt in einem Schwanzfaden.

Fassen wir die primitiven Elemente dieser Formen zusammen, so erhalten wir die Charakteristik für den Stammtypus der Gymnotiden:

Körper gestreckt, mäßig kompreß, mit langer Analis, welche um Kopflänge hinter der Pectoralwurzel beginnt; Brustflossen mäßig groß, wie bei Aalen gestellt, Bauchflossen fehlend; Caudalis vorhanden, klein; Dorsalis rudimentär; Kiemenspalten weit unter die Kehle reichend, ohne Segel; Schnauze depreß, Mundspalte weit, mit spitzen, in Reihen angeordneten Zähnen an Prämaxille, Mandibel und Palatinum [1]); Kiemenkorb weit, Epipharyngealia offen, Eingeweideraum die Hälfte der Körperlänge einnehmend.

Von diesen Stammformen hat sich zunächst *Giton* abgetrennt und unter den gleichen Ernährungsbedingungen spezialisiert; daraus erklärt sich der Verlust der Schwanz- und Rückenflosse (Dorsalfilament), die spitze Endigung des Körpers und die festere Achsenverbindung der Analis. *Giton* steht völlig isoliert und ist mit keinem andern Gymnotiden näher verwandt.

Alle übrigen Gymnotiden gliedern sich systematisch in 2 Gruppen, von welchen die eine durch das Persistieren der Caudalis und des Dorsalfilaments charakterisiert ist; sie umfaßt die Genera: *Sternarchus*, *Sternarchella*, *Sternarchogiton*, *Sternarchorhamphus* und *Sternarchorhynchus*. Ich fasse diese Formen im Folgenden als *Sternarchinae* zusammen und stelle sie der durch *Gymnotus*, *Eigen-*

---

1) Die nur bei *Gymnotus* und *Eigenmannia* vorkommenden Palatinalzähnchen finden sich auch bei den Electrophoriden und sind als primitives Merkmal zu betrachten. — A. GÜNTHER, Catal. Fish. Brit. Mus., p. 10, London 1866. „Teeth conical, in a single series and with a few other teeth behind it in middle of each jaw."

mannia, *Hypopomus*, *Rhamphichthys* und *Steatogenys* gebildeten Gruppe der *Gymnotinae* gegenüber.

Die Zusammengehörigkeit der Formen mit beiden Gruppen erweisen uns die Verhältnisse der Pectoralen. Die Brustflosse ist ein Organ, welches bei den Gymnotiden weder in progressivem noch regressivem Sinne irgendwelchen Wandlungen unterworfen ist, ganz im Gegensatz zur Afterflosse. Von einem derartigen Organ erwarten wir eine gewisse Konstanz; in der Tat sehen wir, daß die Strahlenzahl der Pectoralis bei den Sternarchinen 16 nicht übersteigt, während sie bei den Gymnotinen in der Regel 17—18 beträgt. Scheinbare Ausnahmen finden sich:

1. bei *Hypopomus*. Kaup [1]) gibt 19—20 Pectoralstrahlen an. Ich zähle mit scharfer Lupe bei 2 Exemplaren von *H. brevirostris* nur 17; der offenkundige Irrtum Kaup's ist leicht erklärt. Sowohl bei dieser Art wie auch bei *Rhamphichthys*, bei welchem ich nach Zählungen an 3 Individuen 17—18 Strahlen fand, sind die letzten 2 nahe der Wurzel geteilt, so daß eine Irrung leicht möglich ist.

2. bei *Steatogenys*: Fr. Steindachner [2]) gibt in der ursprünglichen Beschreibung 14—15 Brustflossenstrahlen an. Meine Nachzählung mittels scharfer Lupe an den beiden Typen bestätigte die Richtigkeit, zeigte aber zugleich, daß beide Fische defekte Pectoralen haben, da teils ventral, teils dorsal die letzten Strahlen abgebrochen und die Flossen abgerissen sind. So können wir auch für diese Art die normale Zahl von 17—18 Strahlen annehmen, zumal *Steatogenys* in allen andern Merkmalen große Beziehungen zu *Eigenmannia* zeigt.

Da nun innerhalb der Sternarchinen primitive Merkmale auftreten, über welche die Gymnotinen bereits hinaus sind (Dorsalfilament und Caudalis), andrerseits das Vorkommen von Palatinalzähnen letztere unter die Sternarchinen stellt, wir also eine deutliche Spezialisationskreuzung vor uns haben, muß diese systematische Trennung auch einer phylogenetischen entsprechen, d. h. es muß ziemlich nahe der Wurzel die Scheidung in Sternarchinen und Gymnotinen erfolgt sein. Dafür spricht auch der Umstand, daß trotz bedeutender Spezialisationen in der ersten Gruppe (*Sternarchorhamphus*, *Sternarchorhynchus*)

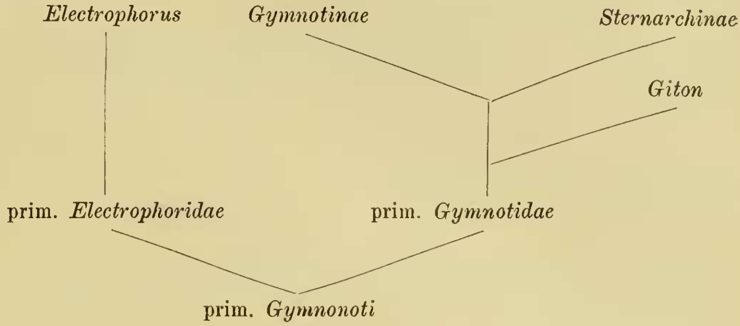
---

1) Kaup, Catal. Apod. fish., p. 129.

2) Fr. Steindachner, Zur Fischfauna des Cauca und der Flüsse bei Guayaquil, in: Denkschr. Akad. Wiss. Wien, Vol. 42, p. 37, 1880.

die vollkommen unnützen Dorsalfilamente und Caudalen nicht verschwinden.

Wir können demnach mit ziemlicher Sicherheit die Phylogenie der Gymnonoten in folgendem Schema ausdrücken:



A. Die Sternarchinen.

Von stammesgeschichtlichen Fragen innerhalb der Sternarchinen war es insbesondere die nach dem Ursprung und dem Zusammenhang der langschnauzigen Formen, welche einzelne Ichthyologen beschäftigte. Insbesondere waren es Eigenmann u. Ward[1]), die bezüglich der Verwandtschaftsverhältnisse von *Sternarchorhamphus* und *Sternarchorhynchus* eine ganz bestimmte Ansicht vertraten und von ersterm Genus sagten:

„This genus is between *Sternarchus* and *Sternarchorhynchus* having the long snout of the latter and the mouth in size approaching the former“ (s. Textfig. A).

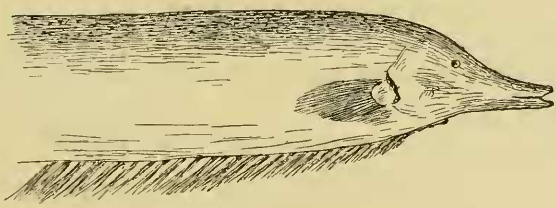


Fig. A.
Sternarchorhamphus muelleri Stdr.
(nach Fr. Steindachner, in: Denkschr. Akad. Wiss. Wien, Vol. 44, tab. 2, 1881).

1) C. H. Eigenmann and D. P. Ward, l. c., p. 165.

Ich will im Folgenden die Unhaltbarkeit dieser Ansicht darlegen. Ganz abgesehen davon, daß *Sternarchorhamphus* nicht im mindesten „the long snout of the latter" hat, da sich keine Spur einer Abwärtskrümmung, vielmehr eine Auframmung wie bei *Rhamphichthys* zeigt, trägt die Gattung nur in der Mandibel Zähne, die nach hinten stark umgebogen, also fast außer Funktion [1]) gesetzt sind. *Sternarchorhynchus* aber hat im Prämaxillare und in der Mandibel funktionelle Hechelzähne. Daher ist *Sternarchorhynchus* im Gebiß primitiver als *Sternarchorhamphus*.

Also ist eine Deszendenz im Sinne EIGENMANN u. WARD's ausgeschlossen.

Dies beweisen aber auch noch andere Punkte:

1. Die Form der Schnauze, besonders ihre geringe Dicke im Verhältnis zum Körper.

2. Die hohe Spezialisation des Auges und der Schuppen (geringe Größe und Überhäutung).

3. Die Zahl der Pectoralstrahlen, welche bei *Sternarchorhamphus* 14—15, [2]) bei *Sternarchorhynchus* konstant 16 beträgt.

4. Die Zahl der Analstrahlen (bei *Sternarchorhynchus* höchstens 230, bei *Sternarchorhamphus* 237 betragend).

Wir sehen aus alldem klar, daß die beiden in Frage stehenden Genera in ihren Spezialisationen derart gekreuzt sind, daß wir keine Verwandtschaft im Sinne direkter Deszendenz annehmen können.

Sternarchorhamphus hat sich vielmehr ganz eigen in jeder Hinsicht parallel zu *Rhamphichthys* entwickelt.

Dagegen zeigt uns eine *Sternarchus*-Form (*St. macrolepis*) den Weg zu den krummschnauzigen Sternarchinen.

FR. STEINDACHNER [3]) schreibt über diese Art:

„Die obere Profillinie des Kopfes ist abgesehen von dem vorderen Abfalle der Schnauze nahezu ungekrümmt und nimmt nach vorne gleichmäßig an Höhe ab."

Es ist dies eine ähnliche Senkung des Kopfprofils, wie wir sie bei *Mormyrus ovis* BLGR. [4]) finden.

1) Dies ist sehr begreiflich, wenn wir bedenken, daß *Rhamphichthys* bei gleicher Schnauzenentwicklung zahnlos ist.

2) Die Zahl ist durch meine eigne Zählung bestätigt.

3) FR. STEINDACHNER, Beiträge zur Kenntnis der Flußfische Südamerikas, III., in: Denkschr. Akad. Wiss. Wien, Vol. 44, p. 14, 1881.

4) G. SCHLESINGER, Zur Ethologie etc., p. 299, fig. 19.

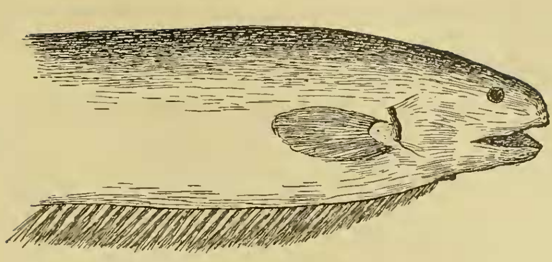


Fig. B.

Sternarchus macrolepis Stdr.
(nach Fr. Steindachner, in: Denkschr. Akad. Wiss. Wien, Vol. 44, tab. 2, 1881).

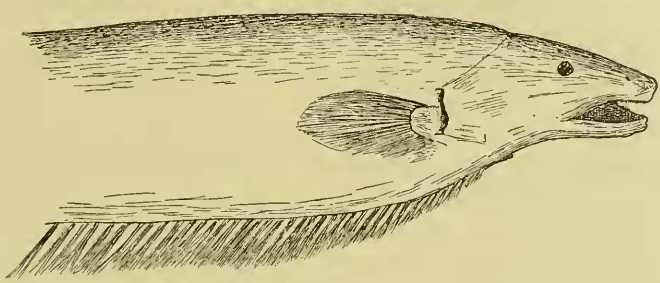


Fig. C.

Sternarchus brasiliensis Reinh.
(nach Fr. Steindachner, in: Denkschr. Akad. Wiss. Wien, Vol. 44, tab. 5, 1881).

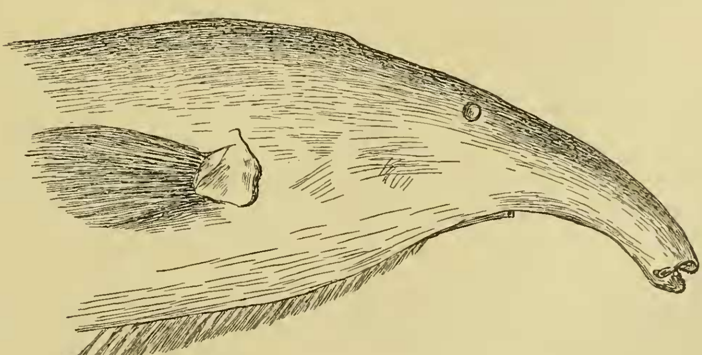


Fig. D.

Sternarchorhynchus mormyrus Stdr.
(nach Fr. Steindachner, Die Gymnotiden etc., tab. 1).

Stellen wir die in Betracht kommenden Species nach Schnauzenform und Analstrahlenzahl zusammen, so erhalten wir folgende Übersicht (s. Textfig. B—D).

Art	Schnauzenform	Strahlenzahl der Analis
Sternarchus macrolepis Stdr.	Schnauze etwas gesenkt	176
Sternarchus brasiliensis Reinhardt	Schnauze in sanfter Krümmung vorgezogen	177—185
Sternarchorhynchus curvirostris Blgr.	Schnauze lang, gekrümmt	185—188
Sternarchorhynchus oxyrhynchus Müller et Troschel	weitergebildet	205—215
Sternarchorhynchus mormyrus Stdr.	auf der Höhe der Spezialisation	210—230

Aus dieser Tabelle erhellt, daß die Weiterbildung der Schnauzenröhre Hand in Hand geht mit einer Vermehrung der Strahlen der Afterflosse; dabei bleiben die Pectoralstrahlen mit 16 konstant. Da nun gleichzeitig die Schuppen und Augen eine fortgesetzte Reduktion erfahren, ist es sehr wahrscheinlich, daß die Entwicklung der Sternarchorhynchen diesen Weg genommen hat. Ob obenstehende Reihe eine Ahnenreihe[1]) ist, müßte erst eine vollkommen genaue anatomische Untersuchung darlegen. Auf jeden Fall haben wir eine klare Stufenreihe vor uns.

B. Die Gymnotinen.

Daß unter den Gymnotinen *Gymnotus* und *Eigenmannia* phylogenetisch zueinander gehören, darauf weist schon der Umstand hin, daß sie lange einem gemeinsamen Genus *Sternopygus* zugeteilt waren, ferner das Vorkommen von Palatinalzähnen[2]) in beiden Gattungen. Eine Zusammenstellung einer Reihe von Merkmalen läßt die durchwegs höhere Spezialisation von *Eigenmannia* erkennen:

1) Über den Unterschied zwischen Ahnen-, Stufen- und Anpassungsreihe siehe O. Abel, Die Palaeontologie als Stütze der Abstammungslehre, in: Neue Freie Presse, Wien, 21. Jan. 1909, p. 22 und G. Schlesinger, Zur Ethologie etc., p. 283.

2) A. Günther, Gesamtcharakteristik des *Sternopygus*: „Both jaws with a patch or band of small, villiform teeth, a patch of minute teeth on each side of the palate.“ Catal., p. 8.

Gymnotus	*Eigenmannia*
1. Körper mäßig kompreß	1. Körper sehr stark kompreß
2. Eingeweideraum $^1/_5$ der Körperlänge	2. Eingeweideraum $^1/_8$ der Körperlänge
3. Abschluß der Leibeshöhle durch 3 nicht verdickte untere Dornen gebildet	3. Abschluß der Leibeshöhle durch einen stark verdickten untern Dorn, an den sich die nächsten beiden anlegen, gebildet
4. Hämapophysen an der Basis verdickt	4. Hämapophysen an der Basis plattig verbreitert
5. Fasciengewebe mäßig entwickelt	5. Fasciengewebe stark entwickelt
6. Kiemenkorb weit, Epipharyngealia durch ein breites Knorpelband verbunden	6. Kiemenkorb eng, Epipharyngealia durch Fasciengewebe vereinigt, stark genähert, ganz ähnlich wie bei *Rhamphichthys*

Obwohl alle diese Merkmale, gestützt durch die vollkommene Ähnlichkeit des Kopfes, auf eine direkte Deszendenz hinweisen, können wir diese nicht sicher behaupten, da die Zahl der Analstrahlen bei *Eigenmannia*, der sonst höher spezialisierten Form, zwischen **175** und **244** schwankt, während sie bei *Gymnotus* von **275—300** variiert. Wir können also auch hier nur wieder eine gemeinsame Wurzel annehmen. Eng an *Eigenmannia* dürfte *Steatogenys* anschließen; wenigstens weist der ganze Habitus wie auch die Schnauze darauf hin. Die Zahnlosigkeit spricht nicht dagegen, zumal wir in dieser Gruppe noch 2 andere zahnlose Arten haben, *Hypopomus* und *Rhamphichthys*.

Wo sie anschließen, läßt sich heute nicht feststellen; am ehesten dürfte das Genus *Gymnotus* in Betracht kommen, das durch die Gestalt und Strahlenzahl der Afterflosse (270—300) einigermaßen einen Übergang zu der enormen Zahl von 394—470 Analstrahlen, wie sie *Rhamphichthys* aufweist, bildet.

Auch die beiden letztbesprochenen Arten, die früher als *Rhamphichthys* und *Brachyrhamphichthys* ziemlich nahe vereint waren, dürften bloß getrennte Endglieder aus ein und derselben Wurzel darstellen.

III. Ethologie.

A. Aufenthaltsort.

Der Aufenthalt der Gymnonoten wird uns vollkommen unzweifelhaft, wenn wir sie mit den Mormyriden[1]) Afrikas vergleichen und eine Reihe von Merkmalen finden, die von dieser Familie lediglich als Anpassungen an ein Leben in stark schlammführendem Wasser erworben wurden.

Vor allem begegnen wir bei den Gymnotiden einer durchaus gleichen Bildung, wie sie der Kopf eines Mormyren zeigt. Auch hier sehen wir die ungemein charakteristische schuppenlose, lederige Kopfhaut und das Kiemensegel, welches den dadurch entstandenen Kiemenschlitz in der Schwimmrichtung überhängt. Diese beiden Merkmale wie auch die Reduktion der Schuppen und Augen, die Tatsache, daß sie von der Kopfhaut überwachsen werden, daß ferner bei *Eigenmannia virescens* die Haut durchsichtig, also pigmentlos, wie bei *Stomatorhinus* wird, sind so bezeichnende Parallelerscheinungen zu den Mormyren, daß sie nur in einer Richtung gedeutet werden können. Noch mehr gilt dies von der auffallenden Konvergenz in der Ausbildung von Röhrenschnauzen. Gerade die am meisten spezialisierten Typen zeigen die Gesamtheit dieser Merkmale am schönsten ausgeprägt. *Electrophorus* aber, dessen Kopf, wie wir gesehen haben, ziemlich primitiv geblieben ist, ist durch seine Aalgestalt und den totalen Schuppenverlust als Schlammbewohner so typisch gekennzeichnet, daß es der folgenden Beobachtungen gar nicht bedurft hätte, um uns über seinen Aufenthalt aufzuklären. A. E. BREHM[2]) teilt mit:

„Laut SACHS sind schmale, schlammige, in dunklem Schatten gelegene Bäche oder Lachen seine Lieblingsplätze.“ Dazu kommt eine von eben diesem von BREHM zitierten Forscher[3]) überlieferte Beschreibung der Respiration des Zitteraales, die bei ihrer Absonderlichkeit doch recht begreiflich ist:

„Der *Gymnotus* respiriert nicht, wie die ungeheure Mehrzahl der Fische, indem er Wasser aus dem Munde durch die Kiemenspalten treibt, sondern, indem er, zur Oberfläche des Wassers steigend

---

1) G. SCHLESINGER, Zur Ethologie etc., p. 300.
2) A. E. BREHM, Tierleben, Fische, p. 392, Leipzig und Wien 1892.
3) C. SACHS, Aus den Llanos, p. 152, Leipzig 1879.

unter hörbarem Geräusch Luft verschluckt, welche dann in Gestalt von Blasen aus den Kiemenspalten entweicht.“ BREHM[1]) bestätigt dies und fügt noch bei: „Die Eingeborenen erkennen daher das Vorhandensein eines Zitteraales gerade an diesem deutlich vernehmbaren Atemschöpfen.“

Aus dem Gesagten geht klar hervor, daß die Gymnonoten Schlammwasserfische sind und in Anpassung an diese Lebensweise Spezialisationen erworben haben, die sie, wie FR. STEINDACHNER[2]) sagt, „in Südamerika die Stelle der Mormyriden Afrikas einnehmen lassen“.

B. Locomotionsart.

„Die Zitteraale“, sagt SACHS, „sind ausnehmend gewandte Schwimmer und zwar schwimmen sie gewöhnlich nicht durch Schlängeln des Schwanzes, wie LACÉPÈDE annimmt, sondern einzig und allein unter Anwendung der weichhäutigen, dem Kiel eines Schiffes gleichenden Afterflosse, welche durch die Brustflosse in geringem Grade unterstützt wird. Die Bewegung der Afterflosse besteht in einer wellenförmigen Schlängelung; läuft die Welle von vorn nach hinten, so wird der Fisch vorwärts bewegt, läuft sie umgekehrt, so schwimmt er rückwärts; die Bewegung ist geradlinig oder bogenförmig, je nachdem der Körper des Fisches ausgestreckt oder gekrümmt ist‘.“ [3])

An diese Mitteilung schließt DU BOIS-REYMOND[3]), der die Untersuchungen des in Südamerika früh verstorbenen Forschers C. SACHS herausgegeben hat, die Worte: „Ob die anderen lebend von ihm beobachteten Gymnotinen ähnlich schwimmen, hat Dr. SACHS anzumerken vergessen.“

Diese Worte erregten in mir den Wunsch, die Locomotion der Gymnotiden mit Hilfe der vergleichend ethologisch-morphologischen Methode zu ergründen.

Daß *Electrophorus* sich in der von C. SACHS beschriebenen Weise fortbewegt, ist über jeden Zweifel erhaben. SACHS hatte Gelegenheit, zahlreiche Zitteraale im Freien wie im Aquarium zu beobachten und konnte täglich die Bewegungen seiner Fische studieren.

---

1) s. Anm. 2 auf vor. Seite.

2) FR. STEINDACHNER, Die Gymnotiden des Wiener k. k. Hofnaturalienkabinetts, in: SB. Akad. Wiss. Wien, Vol. 58, p. 249, 1868.

3) C. SACHS, Untersuchungen am Zitteraal, p. 104, 105, Leipzig 1881.

Ein zweiter Fisch, von dem wir bestimmt wissen, daß er sich bei steifem Körper bloß durch ununterbrochen über die Dorsalis laufende Wellen vorwärts bewegt, ist *Gymnarchus.*[1])

Nun muß eine derartige Locomotion, zumal jeder Strahl der Flosse einzeln beweglich sein muß, auf den Körperbau und die Muskulatur und weiter auch auf das Skelet in einer Weise rückwirken, die sich in parallelen oder konvergenten Organspezialisationen zu erkennen gibt; d. h. vergleichen wir *Gymnarchus* und *Electrophorus*, so müssen wir gewisse Merkmale finden, die beiden gemeinsam, unverkennbare Folgeerscheinungen der gleichen Locomotion sind. In der Tat können wir solche Züge, trotz der speziellen Verschiedenheit[2]), in der Bewegung des Zitteraals, die durch das Kriechen im Schlamm bedingt ist, feststellen. Ungemein übereinstimmend aber — und das ist ja für uns das Wesentliche, da *Electrophorus* in seinen Bewegungen ohnehin studiert ist — sind die Skelete der Gymnarchinen einer- und der Gymnotiden andrerseits, nur daß bei erstern die Dorsalis, bei letztern die Analis Antriebsorgan ist.

Gymnarchus zeigt in folgenden Punkten eine Anpassung an seine eigenartige Bewegung:

1. Starke Kompression des Körpers.
2. Muskelstreifung des obern kielförmigen Teiles desselben.
3. Längenausdehnung der undulierenden Flosse vom Nacken bis zum Schwanzende.
4. Endigung des Körpers in ein flossenloses Notochordalfilament.
5. Verdickung und plattige Verbreiterung der Flossenstrahlenträger der Dorsalis in der Mitte; die Verbreiterung ist so bedeutend, daß das Mittelstück jedes Flossenstrahles einer stark in die Breite gezogenen Lanzette gleicht.
6. Einlenkung der Flossenstrahlen in die Träger durch Gelenke, die dem Strahl Spielraum nach allen Seiten gewähren.
7. Feste Fascienverbindung der ganzen Strahlenträgerreihe mit den Dornen, um den Körper möglichst zu versteifen.

Eine unverkennbare Konvergenz zu diesen Erscheinungen zeigen uns die Skelete[3]) der Gymnotiden; nur ist bei diesen nicht

1) G. SCHLESINGER, Zur Ethologie etc., p. 303.

2) Ich komme auf diese Besonderheiten im Skeletbau später zurück.

3) Durch die besondere Liebenswürdigkeit des Herrn Kustos F. SIEBENROCK, dem ich an dieser Stelle nochmals meinen innigsten Dank aus-

die Rücken-, sondern die Afterflosse zum locomotorischen Organ geworden.

Wir finden wieder (s. Taf. 20—22):

1. Die starke Kompression des Körpers; bei *Giton* verhältnismäßig gering, nimmt sie bei *Gymnotus* bedeutend zu und erreicht den Höhepunkt bei *Rhamphichthys*.

2. Die Muskelstreifung des untern kielförmigen Körperteiles.

3. Die Längenausdehnung der Analis; während sie bei *Giton* um Kopflänge hinter der Pectoralwurzel beginnt, reicht sie bei *Gymnotus* bis knapp an diese, bei *Rhamphichtys* bis unter das Auge.

4. Die spitze Endigung des Körpers, bei den höchstspezialisierten Typen durch einen Schwanzfaden gebildet.

5. Die plattenartige Verbreiterung der Strahlenträger; dieselben sind an ihrem distalen Ende derart ausgeweitet, das sie einer flachgedrückten Keule gleichen.

6. Die Einlenkung der Flossenstrahlen mittels kugliger Gelenkköpfe.

7. Die Fascienverbindung der Strahlenträgerreihe und Dornen; bei *Giton* und *Gymnotus* verhältnismäßig schwach, ist sie bei *Ramphichthys* zu einer solchen Vollendung gediehen, daß das ganze Skelet eine physiologisch einheitliche Platte darstellt, an der die Flosse als beweglicher Kiel sitzt.

Die Punkte 2, 3, 5 und 6 treffen wir in gleicher Weise bei *Electrophorus*; das Fehlen der übrigen ist durch die Lebensweise dieses Fisches begründet, worauf ich noch später zurückkomme.

7. Die Übereinstimmung aller dieser Adaptationserscheinungen und ihre Steigerung mit der Zunahme der Spezialisationshöhe allein genügen, um uns von der Gleichheit der Locomotion der Gymnarchinen und Gymnotiden zu überzeugen, zumal die Bewegung eines Verwandten letzterer, der genau beobachtet wurde, als analog erwiesen ist.

Dazu kommt noch, daß sich die Leibeshöhle der Gymnotiden parallel mit der Steigerung der Spezialisation immermehr verkürzt. Während sie bei *Giton* ungefähr $^1/_2$ der Körperlänge einnimmt, sinkt dieser Bruch bei *Gymnotus* auf $^1/_5$, bei *Eigenmannia* und *Rhamphichthys* auf $^1/_8$. Die natürliche Folge einer derartigen Re-

---

drücke, war es mir möglich, Skelete von *Giton fasciatus, Gymnotus carapus, Rhamphichthys marmoratus* und *Eigenmannia virescens* zu studieren, von welchen ich die ersten 3 im Bilde wiedergebe.

duktion des Eingeweideraumes[1]) ist die Ausbildung eines enorm langen Muskelkörpers, der für eine Bewegung durch Undulation einer einzigen Flosse äußerst vorteilhaft ist; denn abgesehen davon, daß die starke Ausbildung der Muskulatur die Funktion der innern Organe beeinträchtigen würde, könnte das Skelet ohne die Verminderung der Leibeshöhlenausdehnung nie die notwendige plattenartige Versteifung erfahren. In noch viel weitgehenderm Maße aber wird die Richtigkeit dieser Annahmen durch Skeletstudien einer andern Fischfamilie, der *Notopteridae*, gestützt, wo eine wahre knöcherne Wirbelplatte, nicht mehr Wirbelsäule, auftritt und verschiedene andere, im Vergleich zu *Rhamphichthys* durchwegs gesteigerte Merkmale[2]) die Art der Locomotion unzweideutig erweisen.

Wir können demnach erklären: Die Fortbewegung sämtlicher Gymnonoten geschieht durch eine kontinuierliche Welle, welche über die ganze Afterflosse läuft; der Körper ist Richtungs- und Steuerorgan.[3])

Ich habe schon weiter oben auf die Abweichungen aufmerksam gemacht, die *Electrophorus* im Gesamt- und Skeletbau zeigt. Sie lassen sich folgendermaßen zusammenfassen:

---

1) C. Sachs (l. c., p. 152) machte schon bei *Electrophorus* diese Beobachtung, fand aber keine Deutung: „Die ganze Leibeshöhle befindet sich dicht hinter dem Kopfe, besitzt nur eine geringe Ausdehnung und nimmt nur einen ganz kleinen Teil (nicht ganz $^1/_5$) der Länge des Tieres ein. Man wäre versucht, diese Einrichtung als Folge der Ausbildung der elektrischen Organe, welche hier den sonst der Bauchhöhle zukommenden Raum einnehmen, anzusehen, wenn nicht der Umstand, daß auch die nicht elektrischen Verwandten des *Gymnotus* (die Genera: *Sternarchus, Sternopygus, Rhamphichthys* u. a.) die nämliche Eigentümlichkeit zeigen, dies verböte."

2) Die ausführliche Darlegung meiner Studien über die Notopteriden behalte ich mir für eine im gleichen Heft dieser Zeitschrift erscheinende Arbeit vor.

3) Nachdem diese Beweisführung bereits abgeschlossen und im Manuskript ausgearbeitet war, teilte mir Herr Intendant Hofrat Dr. Franz Steindachner gelegentlich einer Darlegung meiner Beweispunkte mit, daß er in Brasilien oft kleinere Gymnotiden im Aquarium beobachtet habe und meine Behauptungen bezüglich der Locomotion dieser Formen nur vollauf bestätigen könne. Ich drücke Herrn Hofrat Dr. Fr. Steindachner doppelt erfreut meinen herzlichsten Dank für diese Mitteilung aus, da sie wieder die Zuverlässigkeit einer gewissenhaften vergleichend ethologisch-morphologischen Forschung erweist.

1. Der Körper ist vollkommen drehrund, ohne jede Spur einer seitlichen Kompression.

2. Der Schwanz endigt nicht spitz, vielmehr legt sich die Analis rund und mit langen Strahlen um die letzten Wirbel.

3. Sowohl die Neurapophysen wie auch die Hämapophysen sind kurz und tragen kleine stumpfe Fortsätze, keine charakteristischen Fischdornen.

4. Die Flossenstrahlen der Analis sind zwar mit den Trägern durch ein starkes Ligament verbunden, es fehlt aber jegliche Verbindung mit der Achse, außer im Schwanzabschnitt, wo Achse und Träger fest vereinigt sind.

Alle diese Punkte [1]) erklären sich vollauf aus der Lebensweise des Zitteraals. „Mit Beginn der Trockenheit,“ sagt Brehm [2]), „wühlt er sich, wie auch Bates beobachtete, tiefe runde Löcher in den Schlamm, indem er sich beständig im Kreise herumdreht. In diese Löcher zieht er sich zurück, wenn das Wasser seines Wohnortes zu versiegen droht, und es ihm nicht möglich war, rechtzeitig abzuziehen.“

Daß für eine derartige Gewohnheit ein runder Körper am vorteilhaftesten ist, ersehen wir aus sämtlichen typisch anguilliformen Fischen. Das Fehlen von obern und untern Dornen wie auch jeglicher Achsenverbindung ermöglicht eine weitgehende Geschmeidigkeit. Die Gestalt des Schwanzes aber und die feste Vereinigung von Flosse und Achse in diesem Abschnitt ergibt ein Nachdruckorgan, das dem einer *Potamorrhaphis* [3]) physiologisch gleichwertig ist.

C. Nahrungsweise.

1. *Electrophorus* und *Giton:*

Die Ausbildung der für den Nahrungserwerb in Betracht kommenden Organe zeigt bei diesen beiden Formen eine derartige Übereinstimmung, daß ich sie unbedenklich von diesem Gesichtspunkte aus vereine, obwohl über *Giton* keinerlei Beobachtungen vorliegen. Das weite Maul, die reiche Bezahnung von Zwischen- und Unterkiefer, die lebhaft an *Gymnarchus* erinnert, wie auch

1) Einen durchaus ähnlichen Bau finde ich bei 2 mir vorliegenden Skeleten von *Monopterus* und *Muraena*.

2) A. E. Brehm, Tierleben, Fische, p. 393.

3) G. Schlesinger, Zur Phylogenie und Ethologie der Scombresociden, in: Verh. zool. bot. Ges. Wien, Vol. 59, p. 327, 1909.

die Gestalt des Kiemenkorbes (s. Taf. 20) charakterisieren beide Arten als Räuber. C. Sachs[1]) gibt uns über die Nahrungsaufnahme des Zitteraals einen recht eingehenden Bericht:

„Was die Nahrung der Zitteraale anbelangt, so habe ich in keinem einzigen Falle gesehen, daß dieselben Brot oder Fleisch, womit ich sie zu füttern versuchte, zu sich genommen hätten; dagegen verschlangen sie lebende kleine Fische und Krabben, sowie mancherlei Insecten, namentlich Heuschrecken, mit Begierde. Sie verfolgten das Opfer, lähmten es mittels elektrischer Schläge und verschluckten es mittels einer heftigen Saugbewegung, wobei ein knallähnliches Geräusch entstand; ein einziger Schlag eines kräftigen *Gymnotus* genügte, um Fische und Krabben sofort regungslos und umgewendet einhertreiben zu lassen.“

Was *Electrophorus* durch die Fähigkeit, elektrische Schläge auszuteilen, voraus hat, wird bei *Giton* durch die größere Körperkompression und die damit verbundene Zielsicherheit kompensiert.

2. *Sternarchorhynchus*, *Sternarchorhamphus*, *Rhamphichthys*:

Die Schnauzenbildung, insbesondere was das Vorderende anbelangt, entspricht durchaus dem, was wir bei *Mormyrus*[2]) gefunden haben. Die Kiefer stehen am Ende der gestreckten (*Sternarchorhamphus*, *Rhamphichthys*) oder abwärts gekrümmten (*Sternarchorhynchus*) Rostralröhre und sind gegeneinander beweglich; der Kiemenkorb ist äußerst eng, wenigstens bei *Rhamphichthys*, und wir haben keinen Grund für die zwei andern Arten dies nicht anzunehmen, da die Verengerung des Schlundes mit der Verlängerung der Kiefer parallel läuft.

Demnach dürfte die Nahrung eine ähnliche sein wie bei *Mormyrus* und Kaup's[3]) Behauptung zu recht bestehen:

„Judging from the narrowness of their toothless mouth, these fish must subsist on small insects.“

Daß sich unter den *Sternarchus*-Arten mit breiter Mundspalte Übergänge finden müssen, ist selbstverständlich; leider haben wir keinerlei Angaben, die uns darüber Aufschluß geben.

3. Die übrigen Gymnotiden sind in der Bildung ihres Mundapparats so wenig auffallend, daß sie nie einer nähern Beachtung gewürdigt wurden. Jedenfalls dürften sich die bezahnten Formen, besonders *Gymnotus* und *Eigenmannia*, noch von kleinen

---

1) C. Sachs, Aus den Llanos, Leipzig 1879, p. 152.
2) G. Schlesinger, Zur Ethologie etc., p. 310.
3) Kaup, Catal., l. c.

Wasserinsecten, vielleicht auch Vegetabilien nähren, die zahnlosen, *Sternarchogiton* und *Steatogenys*, aber planctonophag sein, zumal bei ersterm nach FR. STEINDACHNER[1]) „die ganze Mundhöhle mit äußerst feinen, sehr zahlreichen, zugespitzten Papillen besetzt ist". Hauptinteresse für uns bilden die langschnauzigen Formen mit ihrer auffallenden Konvergenz zu den Mormyriden Afrikas. Wir sehen auch hier wieder, daß gleiche Lebensbedingungen in gleicher oder ähnlicher Weise auf den Organismus zurückwirken.

IV. Zusammenfassung.

1. Die *Gymnonoti* gliedern sich in zwei durchaus verschiedene Stämme, die der aalförmigen *Electrophoridae* und der lateral kompressen *Gymnotidae*.

2. Letztere haben sich von einem gemeinsamen Stammtypus in drei Zweige getrennt, von welchen als primitivster *Giton* persistiert. Die beiden andern, die *Sternarchinae* (mit Dorsalfilament und Caudalis) und *Gymnotinae* (ohne diese) stellen eigne Entwicklungen einer gemeinsamen über dem Ursprung *Gitons* liegenden Wurzel dar.

3. Innerhalb der Gruppe der Sternarchinen haben sich die Sternarchorhynchen aus den Sternarchen entwickelt in einer Reihe, die mit *Sternachus macrolepis* beginnt und mit *Sternarchorhynchus mormyrus* endet. Die Ansicht EIGENMANN u. WARD's, daß *Sternarchorhamphus* ein Zwischenglied zwischen oben genannten Formen darstellt, ist unrichtig. Vielmehr hat *Sternarchorhamphus* eine ganz eigne, parallele Entwicklung zu *Rhamphichthys* genommen.

4. Vollkommen in Übereinstimmung mit den Mormyren Afrikas haben die Gymnonoten als Folgeerscheinungen eines gleichen Aufenthaltsortes und ähnlicher Ernährungsbedingungen eine Reihe von Parallel- und Konvergenzerscheinungen ausgebildet, die uns deutlich zeigen, daß gleiche Lebensbedingungen gleiche Wirkungen auf den Organismus zur Folge haben.

5. Die von *Electrophorus* bekannte Locomotion durch bloße Undulation der Analis bei steifem Körper ist nunmehr auch für die übrigen Gymnotiden erwiesen.

1) FR. STEINDACHNER, Die Gymnotiden etc., l. c., p. 254.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel 20.

Giton bassiatus, PALLAS. 3 : 5.

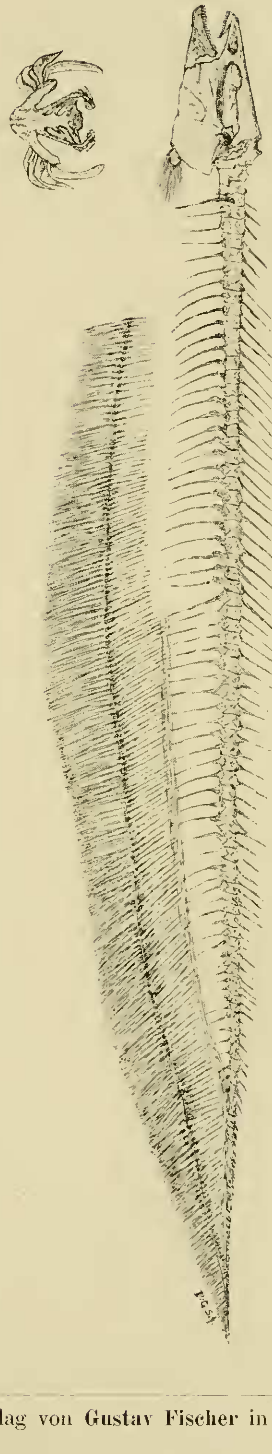
Tafel 21.

Gymnotus carapus LINNÉ. 3 : 5.

Tafel 22.

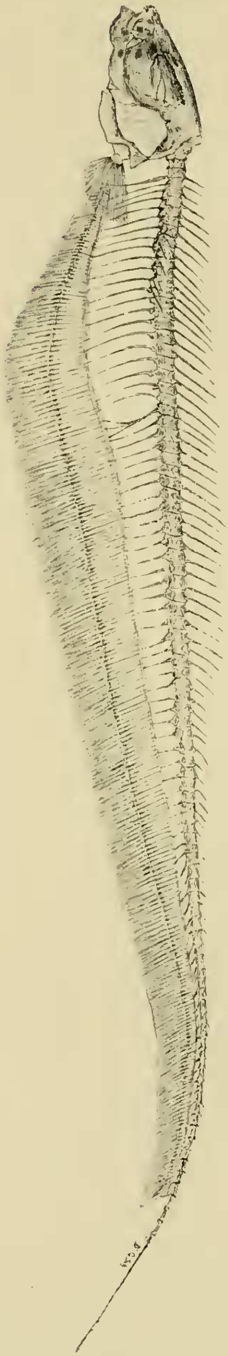
Rhamphichthys marmoratus, CASTELNAU. 4 : 5.

Die Zeichnungen sind nach den Originalen im Wiener naturh. Hofmuseum angefertigt.



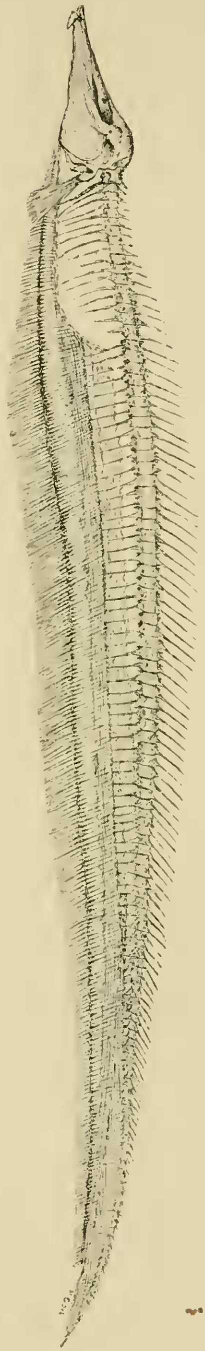
Siton fasciatus, Pallas (n. d. Original im Wr. Hofmuseum). $^{3}/_{5}$ nat. Gr.

Schlesinger. Verlag von **Gustav Fischer** in **Jena.**



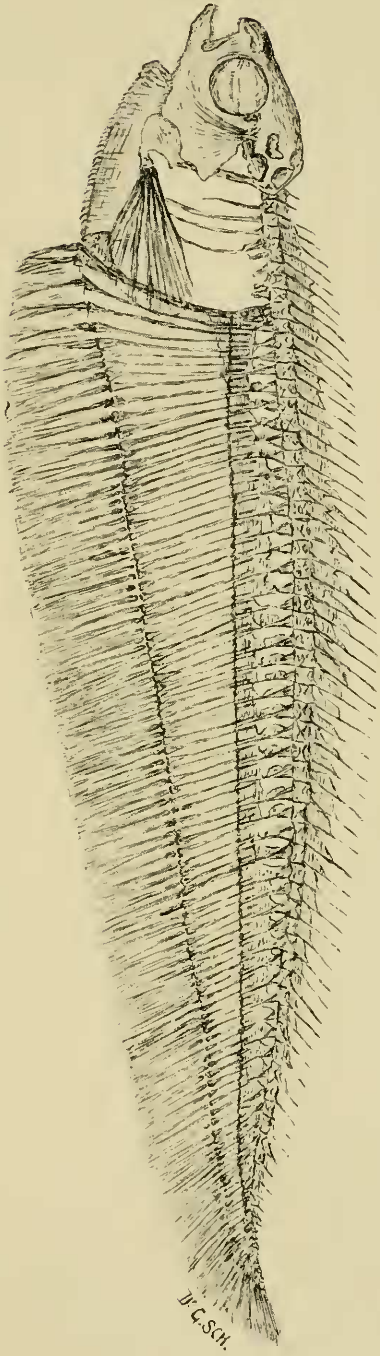
Gymnotus carapus, Linné (n. d. Original im Wr. Hofmuseum). $^{2}/_{5}$ nat. Gr.

Schlesinger. Verlag von **Gustav Fischer** in **Jena.**



Rhamphichthys marmoratus, Castelnau (n. d. Original im Wr. Hofmuseum). $^{4}/_{5}$ nat. Gr.

Schlesinger. Verlag von **Gustav Fischer** in **Jena.**



Xenomystus nigri, Gthr. (n. d. Original im Wr. Hofmuseum). Nat. Gr.